DISTRIBUCION DEL GENERO *GALLINAGO* BRISSON 1760 (AVES: SCOLOPACIDAE) EN LOS ANDES ORIENTALES DE COLOMBIA

Por
Gonzalo Arango *

INTRODUCCION

El género *Gallinago* Brisson 1760 se compone de 6 especies y 9 subespecies en el Neotrópico; de ellas cinco especies y cuatro subespecies están presentes en los Andes Orientales de Colombia y áreas adyacentes (Blake 1977). La especie ausente corresponde a *Gallinago andina* Tackzonowski 1875, especie típica del altiplano de los Andes Centrales. El género comprende las aves con mayor especialización del pico para la captura de anélidos y otros invertebrados cavadores del suelo. Ocupa todos los pisos altitudinales y se distribuye a lo largo de todo el territorio nacional; no obstante, la distribución de las especies indica segregación geográfica y del uso del hábitat.

Las aves del género *Gallinago* pertenecen a la familia Scolopacidae de distribución mundial pero posiblemente de origen Holártco. Según J. L. Peters (1934) la familia Scolopacidae contiene cuatro subfamilias: Tringinae y Erolinae de origen Paleártico, típicamente marinas; Arenarinae, de origen Neártico también típicamente marina y Scolopacinae, con especies paludícolas y forestales. La subfamilia Scolopacinae presenta una distribución con mayor número de especies y subespecies en las regiones Neotropical y Oriental. De esta subfamilia, *Scolopax* es un género Oriental y Paleártico con especies típicamente forestales en tanto que en el Neotrópico no se ha reportado el uso del medio forestal por ninguna de sus formas. No obstante, formas tan desconocidas como *Gallinago undulata* o *Gallinago imperialis* podrían tener hábitos, si bien no estrictamente forestales, que puedan, considerarse como relacionadas con ese medio (Hernández comunicación personal).

---

* Unidad de Ornitología. Instituto de Ciencias Naturales. Museo de Historia Natural.

Para la realización de este trabajo se analizaron 91 pieles depositadas en las siguientes colecciones:

Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural Universidad Nacional de Colombia - Bogotá, (ICN).

Museo de la Salle, Bogotá (MLS).

Unidad Investigativa F. Medem, Inderena, Bogotá (IND).

Las observaciones de campo se efectuaron en las siguientes localidades:

Vista Hermosa, Departamento del Meta 450 m (Mosquera).

Sabana de Bogotá 2.550 m (Laguna de La Herrera y Jaboque (Engativá).

Parque Nacional Natural Chingaza 3.150-3.600 m.

De las pieles se tomaron las siguientes medidas:

ala plana, cola, culmen expuesto, alto en las narinas, ancho en las narinas, distancia entre la primera pluma gular y el vértice mandibular, inversión del pico en el culmen, tarso diagonal, falange del dedo tercero, falangina, falangeta, excluida la escama basal de la uña, una incluida la escama basal, hallux con uña, ancho rectriz central (rectriz número 1), ancho rectriz externa (rectriz número 7). Entre las mediciones de la bibliografía, la medida de los tarsos dada por BLAKE (1977) es sistemáticamente inferior a las encontradas durante el trabajo. Esto puede deberse a diferencia en el método de medición. Estas medidas se complementaron con la revisión de las características de coloración, con énfasis en los caracteres diagnósticos de las especies y subespecies.

En las comparaciones que requieren datos inexistentes, éstos se generan a partir del coeficiente de variación (C. V.) del grupo o forma más cercano con el cual se comparan y se indican entre paréntesis.

La información bibliográfica así como los resultados de las mediciones se expresan en logogramas para permitir la comparación con las fuentes de información. Para medir el grado de similitud entre las diferentes formas se comparó el grado de afinidad mediante el desarrollo de la distancia morfométrica simple entre los individuos y la expresión de dichas relaciones en un dendrograma de ligamento simple promedio. Para estimar cualitativamente el grado de relación se desarrolló y aplicó un método para distancias filéticas basado en la terminología de E. D. Hauson (ver anexo).

Dadas las costumbres crípticas y la timidez característica de las especies que conforman el género, es posible que en el momento de observación, la ubicación en el biótopo pueda estar sesgada. Finalmente, para los ejemplares observados de *G. undulata, G. stricklandii* y el posible ejemplar de *G. imperialis* las observaciones fueron más casuales que esperadas.

Los análisis detallados de la coloración de las formas del género han sido descartadas del presente estudio debido a la gran dificultad de interpretación y a requerir algunas técnicas fuera del alcance del trabajo. Adicionalmente en una revisión de los tintes y tonos de la coloración se observaron tendencias indeseables en los tonos rufos del dorso y el cuello, los colores crema y blanquecinos de las regiones inferiores y especialmente en los tonos grisáceos del plumaje general. Los tonos rufos en el cuello son más frecuentes en los machos que en las hembras, especialmente en *G. nobilis,* pero aunque no indican una tendencia clara que los relacione con la técnica de preparación, tampoco permiten usarse con entera fiabilidad. Los colores crema y blanquecino de las regiones inferiores se ven afectados por la preparación, el contenido graso de la piel y la exposición al polvo. Los tonos grisáceos del plumaje se ven altamente afectados por el polvo y los métodos de preparación y mantenimiento. Con las pieles de estudio revisadas puede obtenerse un ordenamiento basado en tintes y tonos que según parece coincide altamente con el método de preservación y la antigüedad del material en las colecciones.

A lo largo de todos los análisis se trabajó con ejemplares no presentes en la región, o colectados fuera de ella, como son un ejemplar de *G. d. delicata* capturado en el Canadá, un ejemplar de *G. g. maguellanica* de Chile, dos ejemplares de *G. g. paraguaiae* del Paraguay, para poder establecer puntos de comparación. Con el mismo fin, se conservó la división entre las poblaciones de la Cordillera Oriental y el resto del país. La principal división artificial de este tipo la constituye la de la especie *G. nobilis* en Cordillera Oriental y Cordillera Central.

RESULTADOS

Aspectos generales:

La coloración es críptico-disruptiva, carece de atractivo visual y permite el camuflage en el biótopo que ocupa. Los patrones de coloración permiten establecer tres grupos: Especies con el vientre barreteado y cola con colores moreno y/o cinamomo: *G. stricklandii* y posiblemente *G. imperialis.* Especies con el vientre rayado y cola de colores moreno y ante: *G. undulata.* Especies con el vientre claro y cola de colores negro y avellano: *G. delicata* y *G. nobilis.* La discriminación de las formas mediante el uso de la coloración fue descartada por las razones mencionadas anteriormente.

Las rectrices externas presentan una atenuación característica, relacionada con el despliegue crepuscular posiblemente territorial o de cortejo. Esta atenuación permite obtener un sonido siseante. La forma migratoria *G. d. delicata* presenta la menor reducción proporcional.

El pico posee una notable uniformidad, variando en dimensiones pero conservando su aspecto y forma. En *G. stricklandii* se observa una disminución evidente de las papilas del tercio distal del pico y un mayor grado de cornificación de la ranfoteca. De un modo uniforme en el género, la estructura del pico permite la penetración del suelo posiblemente para la captura de anélidos y otros invertebrados. La estructura del pico y su textura en el tercio distal sugiere la posibilidad de palpar y/o gustar con él, y la presencia de alguna flexibilidad para la manipulación del alimento dentro del sustrato.

En los Andes Orientales de Colombia el género presenta una gran uniformidad en las proporciones y la fluctuación de tamaños es moderada, va desde *G. d. delicata* de tamaño pequeño hasta *G. undulata* de tamaño medio.

La distribución del género dentro del área de estudio ocupa todos los pisos térmicos en medios preferenciales bien definidos que podría llamarse como de suelos maduros, humedales y cenagales; estando ausente en ríos, lagos y en general en las láminas de agua y en zonas de suelo arenoso, rocoso, arcilloso o superficial. Las formas tienden a segregarse en hábitat especializados. Solamente *G. nobilis* se encuentra en biótopos generados por el hombre y es posible que todas las especies del género estén siendo afectadas por la desecación de ciénagas y la transformación de humedales en campos de pastoreo o cultivo.

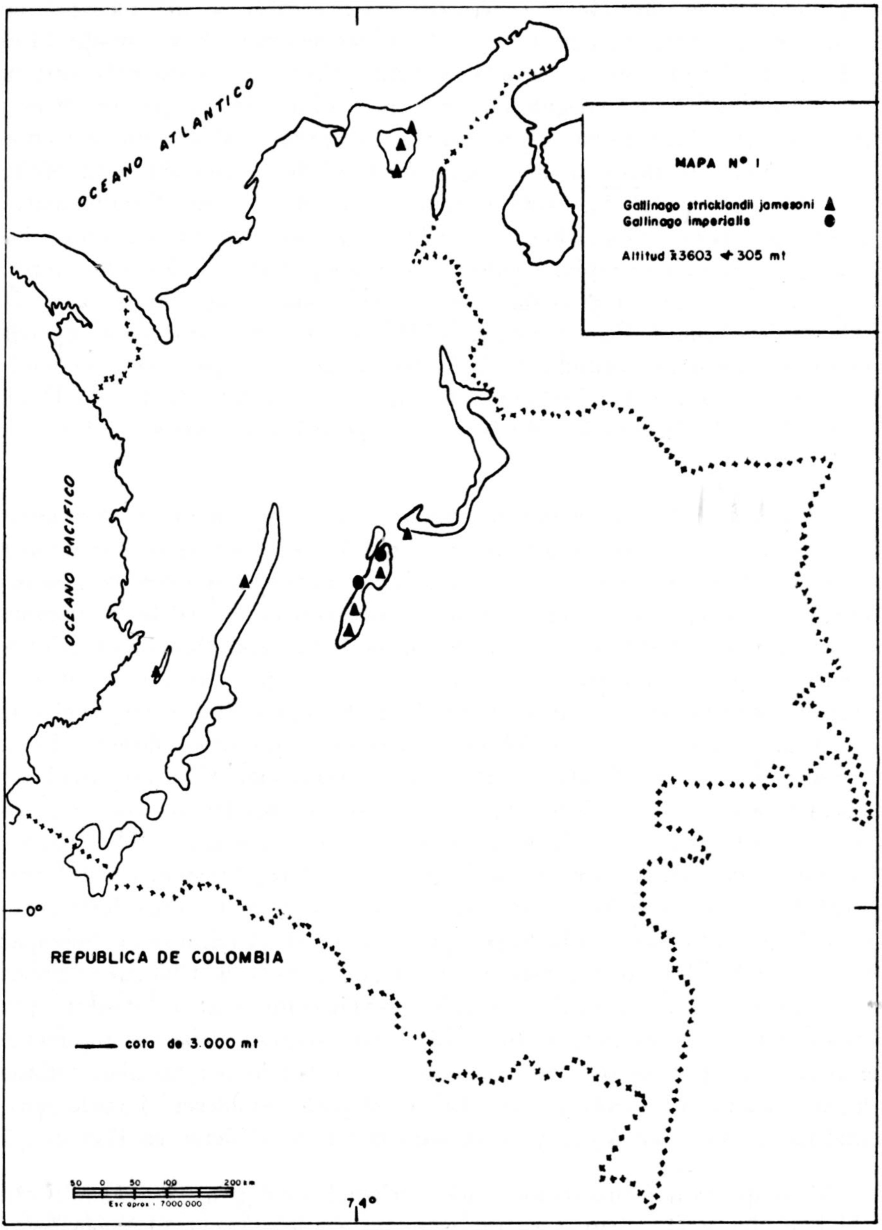
Las especies estudiadas y sus formas se presentan en el cuadro número 1. En el cuadro número 2 se presentan los resultados de las observaciones de campo. En la figura 1 se presenta la distribución altitudinal de las capturas y en la figura 2 la distribución temporal. En las figuras 3 y 4 se presentan los cladogramas morfométricos y filético respectivamente, en el logograma número 1 se comparan todas las formas y en la figura 5 se presentan las relaciones ala-culmen de las formas. Estos cuadros gráficos y figuras serán discutidos a lo largo del estudio.

Análisis de las formas:

El análisis de cada una de las formas de la Cordillera Oriental pertenecientes a las especies revela los siguientes aspectos:

Gallinago stricklandii G. R. Gray 1845.

La forma de *G. stricklandii* de la Cordillera Oriental se encuentra en un rango altitudinal entre 3.000 y 4.200 m, con una media de 3.600 (figura 1).


OCEANO ATLANTICO
MAPA Nº I
Gallinago stricklandii jamesoni ▲
Gallinago imperialis ●
Altitud x̄3603 ✦ 305 mt
OCEANO PACIFICO
0°
REPUBLICA DE COLOMBIA
cota de 3.000 mt
50 0 50 100 200 km
Esc aprox · 7000 000
74°

Mapa Nº 1. Distribución geográfica de *G. stricklandii* y *G. imperialis* en Colombia.

Esta distribución altitudinal corresponde en esencia a los paisajes de páramo. En la literatura para *G. stricklandii* se reportan alturas desde 2.140 en Táquina, Guajira Sierra Nevada de Santa Marta por TOOD y GARRIKER (1922) hasta 4.270 en Chirigua, Guajira, en la misma Sierra, por los mismos autores en la misma fecha. El registro de Táquina posiblemente responde a un ejemplar errático o a una migración local de la estación seca. Sobre la Cordillera Oriental, las cotas inferiores son para Usme, Cundinamarca (2.780 m) o para Tunja, Boyacá (2.820), pero posiblemente en ambas localidades se trate de ejemplares colectados en los páramos de los alrededores. Las alturas máximas registradas son las del Páramo del Sumapaz en la localidad de Chisacal, Cundinamarca, 3.750, pero no hay razón para suponer que éste sea un límite altitudinal; de hecho, el paisaje de páramo se extiende uniformemente sobre la Cordillera Oriental hasta la cota de los 4.200 m, cota aproximada del cambio del páramo al super-páramo (STURM y RANGEL 1985).

En el cuadro de observaciones número 2a se presentan los resultados obtenidos en cuanto al paisaje vegetal en que se observaron. En primer término se observaron en el Pajonal de páramo caracterizado por los géneros *Espeletia* y *Calamagrostis* y en segundo en las tuberas o humedales de páramo con los géneros *Sphagnum* y *Swallenocloa*. Realmente las observaciones casuales no permiten establecer claramente su biótopo. Al aproximarse al ejemplar éste iniciaba una fuga cursorial siendo difícil hacerle emprender el vuelo (cuadro 2b). Sólo se les observó solitarios e inmóviles durante el día. Al anochecer del mes de abril (entrada de lluvias) cuando el crepúsculo se encuentra bien avanzado tienen lugar los vuelos que pueden ser considerados como de cortejo o territoriales. El vuelo se inicia con un sonido siseante "Rsrsrsrs" que culmina con una serie de cuatro sílabas "tit-tshwi-tii-tí", tras el cual descienden oyéndose solamente el aletear de frenado cerca de la vegetación. Este canto fue escuchado por primera vez en el páramo de Sumapaz en el año 1975 y durante el presente estudio en el páramo de Chingaza (ambos en Cundinamarca). El canto coincide notablemente con el descrito por VUILLEUMIER (1969) para Bolivia. El sonido siseante debe ser producido mecánicamente por las rectrices cortando el aire batido por las alas. Debido a las condiciones de niebla y oscuridad no se pudo establecer el vuelo horizontal mencionado por VUILLEUMIER para la forma residente en Bolivia.

Al comparar la forma de los Andes Orientales del grupo *stricklandii* con la bibliografía y los ejemplares provenientes de los Andes Occidentales y Ecuador se obtuvo los resultados del logograma número 2.

Este está basado en el material de la Cordillera Oriental, y en él se observa que el ejemplar de Farallones de Cali es sensiblemente igual en cola y ala pero difiere notablemente el tarso y el culmen. El ejemplar de la Cordillera Central difiere notablemente en la cola, tarso y culmen. La información presentada por BLAKE (1977) muestra ala ligeramente mayor, tarso ligeramente menor y culmen mayores. Las relaciones tarso/culmen y ala/tarso son diferentes entre la forma de la Cordillera Oriental y las tres formas restantes. Esto indica una diferencia morfológica entre las poblaciones de *stricklandii*. La variabilidad más marcada se observa en la longitud del culmen.

Estudiando en la bibliografía la longitud del culmen se obtienen los resultados de la figura 7. Al compararlos mediante el coeficiente de diferenciación (MAYR 1953) utilizando el valor de sigma conocido para la Cordillera Oriental se obtienen: valores superiores al 80% de segregación entre la forma de la Cordillera Oriental y los valores suministrados por CHAPMAN (1926) para Ecuador y SCHAUENSEE (1948) para Perú; 92% para la información de BLAKE (1977) y muy superiores al 95% para el ejemplar de la Sierra Nevada de Santa Marta (TODD y CARRIKER 1922), del paso del Quindío (CHAPMAN 1926) y para la información de SHARPE (1896). El análisis de la bibliografía permite desarrollar una tabla comparativa de los coeficientes de diferenciación (cuadro número 3). En ésta se observa que los ejemplares de la Cordillera Oriental difieren notablemente de la información agregada de la literatura y el material de museo utilizado.

Siguiendo la metodología anterior, se compararon ocho características de los ejemplares provenientes de Pichincha y la Cordillera Central y Occidental (cuadro número 4), obteniéndose que la forma de *G. stricklandii* de la Cordillera Oriental difiere al menos en cuatro de los ocho caracteres a un nivel superior del 75%. El culmen es el carácter más importante. También aparece variación importante en ala, ancho en las narinas y dedos con los dos ejemplares de la Central; dedos y hallux con el ejemplar de la Cordillera Occidental; y finalmente, ala, tarso y dedos con el ejemplar de Pichincha, Ecuador. Lo anterior indica una posible variabilidad morfométrica importante entre las poblaciones alopátricas de *G. stricklandii* de los Andes del Norte.

La variabilidad del culmen fue utilizada por MOORE (1937) para describir la subespecie *Shubia jamesoni chapmani;* esta subespecie no es reconocida por BLAKE (1977) quien reúne las poblaciones norteñas y patágonas en una sola especie *G. stricklandii* llamado *G. s. stricklandii* a la forma austral y *G. s. jamesoni* a las formas del norte. La variabilidad del culmen antes expuesto permite realizar tres grupos en las poblaciones alopátricas de *G. stracklandii* en los Andes del norte: un grupo de cúlmenes medianos y grandes en Perú y Ecuador; un grupo de cúlmenes bastante grandes en la Cordillera Occidental, Sierra Nevada de Santa Marta y la Cordillera Central y finalmente un grupo de cúlmenes pequeños en la Cordillera Oriental. Los cúlmenes más pequeños (Cordillera Oriental y Perú) están geográficamente bien separados al igual que los más grandes, como son la Cordillera Central y la Sierra Nevada de Santa Marta.

En el mapa de distribución geográfica de ejemplares estudiados y la bibliografía (mapa número 1) se evidencian los grandes hiatos en la distribución de las capturas, haciendo imposible identificar una variación clinal del carácter, e indica la presencia de "topótipos" al usar la longitud del culmen como carácter discriminate de las formas. El mapa 1 y figura 1 muestran que las poblaciones de la Cordillera Oriental están separadas por grandes distancias de la Cordillera Central o la Sierra Nevada de Santa Marta, existiendo importantes vacíos de información para los macizos montañosos del Cocuy y Perijá.

En el uso de los dendrogramas como técnicas de asociación (figura 3) se encontró que morfométricamente la forma de la Cordillera Oriental se une con el grupo formado por la región de los ejemplares de la Cordillera Occidental y Pichincha (Ecuador). En el dendrograma filético (figura 4) la forma de la Cordillera Oriental presenta la máxima separación del núcleo formado por *undulata;* en este caso, los ejemplares de las Cordilleras Oriental y Occidental se alejan bastante del ejemplar de Pichincha, indicando posiblemente una menor afinidad. En el análisis gráfico de la figura 5 se observa la gran distancia entre el perímetro convexo originado por los ejemplares de la Cordillera Oriental y los ejemplares de la Occidental, Central y Pichincha Ecuador. La aplicación de los métodos gráficos y de estadística exploratoria indican una gran separación de las formas consideradas, posiblemente correspondiendo a poblaciones que han acumulado diferencias morfométricas considerables, pero no se observan diferencias de coloración importantes.

El aislamiento de las poblaciones es el resultado de la fragmentación del biótopo preferencial de la especie. Esta fragmentación ha sido producida por la historia climática, y la evolución de la fisionomía del páramo. En los trabajos de T. VAN DER HAMMEN como editor de "The Quaternary of Colombia" y la tesis de H. HOOGHIEMSTRA (1984) se ha obtenido la historia paleoclimática de los Andes del norte. El trabajo de H. HOOGHIEMSTRA (1984) revela que un cambio en un grado centígrado desplaza aproximadamente 150 m la línea del límite de los bosques y la vegetación de páramo. Al considerar la distribución altitudinal actual de *G. stricklandii* con un límite inferior del registro del ejemplar de Taquina a 2.140 m. (TOOD y CARRIKER 1922) y el descenso medio de la temperatura durante el estadial del Abra (desde 11.000 a 9.500 años A.P.) el límite de la distribución de la especie pudo estar 600 metros más abajo, involucrando todos los terrenos sobre la cota actual de los 1.500 metros y en el pleniglacial superior (entre hace

13.500 y 21.000 años), el límite pudo estar 1.360 m más abajo involucrando todos los terrenos sobre la cota de los 2.000 metros actuales. Ahora bien, asumiendo que el grupo de las poblaciones que conforman esta especie no ha alterado su preferencia por un biótopo determinado, se explica la distribución actual de la especie en Colombia con excepción de la Sierra Nevada de Santa Marta. En este caso tenemos que asumir o que la especie se desplazó independientemente de su biótopo o que puede cruzar eficientemente la depresión del Valle del Río Cesar y hacerlo a partir de la Sierra de Perijá.

La presencia de *G. stricklandii* en la Sierra Nevada de Santa Marta podía implicar un arribo temprano, posiblemente antes o durante las secuencias de climas fríos que terminaron hace 920.000 años (HOOGHIEMSTRA 1984). El estudio de la presencia o ausencia de la especie de Perijá, tiene importancia teórica para la biogeografía general de la fauna autoandina de las Sierras Nevadas de Santa Marta y Mérida (Venezuela).

Gallinago imperialis Sclater and Salvin, 1969.

Una de las Aves más raras en colecciones mundiales. Durante el presente estudio se observó un ejemplar solitario en el ecotono del Bosque altoandino al frailejonal y humedal de *Sphagnum-Swallenocloa* en el Parque Nacional Natural Chingaza. Es una Scolopácida de color castaño con flancos barreteados de blanco y castaño pico proporcionalmente grande. En campo *G. stracklandii* se observa de color castaño pardo con la coloración dorsal diferenciable flanco barreteado y pico relativamente largo. Se le observó a media tarde inmóvil en lo que parecía ser un sendero abierto por los curíes *Cavia porcellus* para su desplazamiento bajo la *Swalenocloa*. En el mapa 1 se muestra la distribución en la literatura y la observación presente. En el logorama se le compara con el material de *G. stricklandii,* donde se puede notar su mayor proporción y su pico mayor; no obstante, y esto es interesante, no mucho mayor que el material proveniente del Perú.

Gallinago undulata undulata Boddaert, 1783.

El ejemplar de *G. u. undulata* de la Cordillera Oriental perteneciente a la colección del ICN fue capturado en la localidad de Virolín, Charalá, Santander, a una altitud de 1.780 m aumentando en areal de la especie en Colombia.

Con antelación A. DUGAND (1951) había reportado el primer registro para Colombia en el río Manacacías, Meta, Colombia. En NICÉFORO y OLIVARES (1965) se reportaron ejemplares para río Frío, Antioquia (1.650 m aproximadamente) y para Mitú, Vaupés (180 m). El ejemplar de Virolín es el segundo registro trasandino de la especie y también el segundo registro en Colombia para altitudes superiores a los mil metros. El rango altitudinal de la especie puede estimarse entre el nivel del mar y los 2.200 m.

Durante el trabajo de campo sólo se obtuvo una observación casual de un vuelo sorpresivo en el ecotono entre la mata de monte de un morichal y el pajonal circundante de *Paspalum sp.* ubicado en Vistahermosa, Meta. En la figura 3 se observa que morfométricamente *G. u. undulata* está más distanciado del resto de la forma del género. Morfométricamente no se asocia a ningún grupo. En la figura 4 su distancia filética, se aproxima más el núcleo de *G. stricklandii;* sin embargo, continúa siendo la forma con menos ramificaciones y la última en unirse en el dendrograma. Por esto último se toma como el eje central en la representación del dendrograma filéctico. En el logograma Nº 3 se observa que difiere de la forma austral *G. u. gigantea.* En el logograma conjunto Nº 1 se observa la gran diferencia en tamaño y proporciones con el resto del género. Posee aproximadamente las mismas proporciones de cola-ala que *G. stricklandii* y *G. imperialis* en lo demás difiere considerablemente.

En la colección del ICN se encuentran dos huevos atribuidos a esta especie, de la localidad de Virolín 1.780 msnm, Santander, de noviembre de 1979. Los huevos presentan sendas aperturas practicadas desde el interior por la eclosión de los polluelos, pero conservan intactos los diámetros mayor y menor del huevo. La coloración algo desteñida por la intemperie, puede considerarse como pardo oliváceo claro, con manchas castañas más oscuras, más frecuentes en el polo romo. Difiere un poco de las observaciones realizadas por TEIXEIRA, MÉNDEZ y NACINOVIC (1983) sobre los huevos de *G. u. gigantea* de Rio de Janeiro y Minas Gerais en Brasil. En esas observaciones la coloración de fondo es ferrugínea clara.

El único ejemplar examinado de la zona trasandina no difiere de los de la zona cisandina. Teniendo en cuenta la distribución altitudinal actual es muy posible que en el lapso de hace 7.000 años hasta hace 4.000 años la Cordillera Oriental no fuese una barrera importante para la distribución de la especie debido al ascenso de la temperatura en 4.5° C causando una disminución de las barreras para los organismos de clima cálido. El rango de distribución pudo haberse extendido hasta los 2.800 m, lo cual permite una comunicación trasandina desde el sur del macizo del Sumapaz hasta el macizo Colombiano, al sur de la Serranía de los Motilones, y al norte de Perijá.

Gallinago gallinago Linnaeus, 1758.

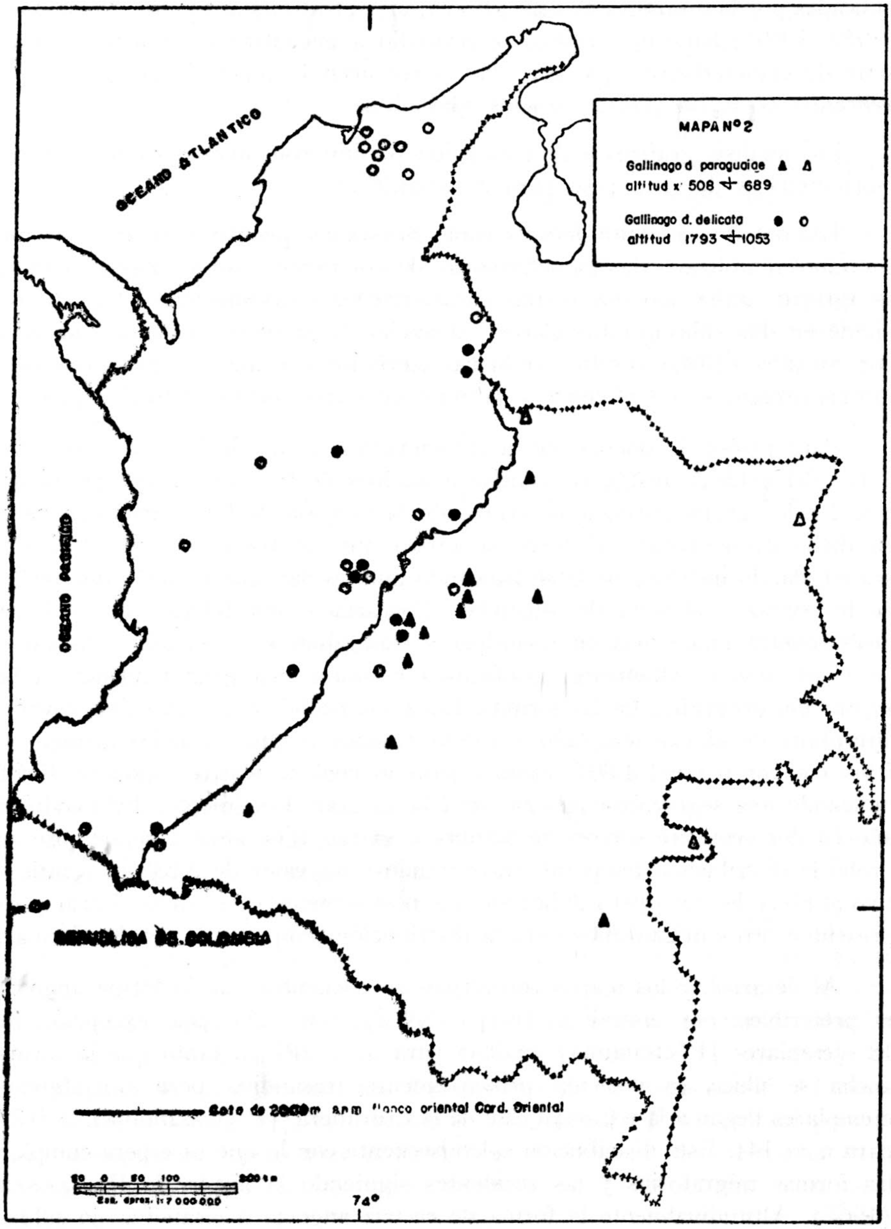
La distribución de las formas pertenecientes a esta especie plantea varios aspectos importantes. Tras un análisis cuidadoso de todas las características indicadas por la literatura BLAKE (1977), DE SCHAUENSEE (1949), OLIVARES (1959, 1969), SHARPE (1896), se procedió a encontrar la característica o serie de características que permitan o rechacen la hipótesis de que *G. g. delicata* y *G. g. paraguaiae* no son separables.

Los análisis gráficos y de asociación permitieron obtener características morfométricas de gran peso para la separación.

Las dos formas tanto *delicata* como *paraguaiae* pueden ordenarse con un continuo al utilizarse las características de coloración; sin embargo, cuando se agrupan utilizando dos o más características morfométricas el grupo se divide en dos subconjuntos claros. El ancho de la rectriz externa indicado por SHARPE (1896) resultó ser la característica que mejor segrega las dos formas presentes en Colombia, y permite un ordenamiento natural rápido.

Para probar la bondad de la característica ancho de la rectriz externa a 1/3 del extremo distal, se sometió a análisis de tablas de contingencia de 2 x 2 a los grupos realizados, utilizando la división de las formas con base en dicha característica. Primero se probó que no fuese una característica sexual, dando un valor de 0.04 indicando que no hay una relación del ancho de la rectriz y el sexo del ejemplar. Descartada una relación de sexo se probó contra una ubicación cisandina y trasandina y se encontró un valor de 17.91, que es altamente significativa e indica una gran tendencia a la separación geográfica de las formas. Luego se probó contra una distribución altitudinal de climas templado y cálido (menor o igual a 1.800 msnm.) y fríos (mayor o igual 1.801 msnm.) para lo cual se obtuvo valor de 12.64 indicando una segregación que no se debe al azar. Finalmente, dividiendo el año en dos semestre solares de octubre a marzo y de abril a septiembre se probó la distribución temporal, encontrándose un valor de 3.23 no significativo al nivel del 95% pero indicando que posiblemente no se deba al azar y se presenten otros mecanismos para la distribución temporal de las dos formas.

Al desarrollar los mapas respectivos se encuentra que la forma angosta es preferiblemente cisandina (mapa Nº 2) con solo una excepción en 18 ejemplares [P(cisandina) = 0.95 para n = 18] en tanto que la forma ancha se ubica en posición principalmente trasandina pero con algunos ejemplares llegan a la región al este de la Cordillera. [P (trasandina) = 0.79 para n = 14]. Esta distribución es consecuente con lo que se espera cumplan las formas migratorias y las residentes siguiendo la lógica de D. JANSEN (1967). Altitudinalmente la forma de rectriz angosta o cisandina no sobrepasa los 600 metros con una excepción [P (menor o igual a 1.800) = 0.95 para n = 18] en tanto que la forma ancha no tiene una distribución altitudinal limitada y puede esperarse hasta altura de 3.900 m. En la distribución temporal se encuentra que la forma ancha se distribuye de octubre a febrero


OCEANO ATLANTICO
OCEANO PACIFICO
MAPA Nº 2
Gallinago d paraguaiae ▲ △
altitud x: 508 ⊣ 689
Gallinago d. delicata ● ○
altitud 1793 ⊣ 1053
Cota de 2000m snm flanco oriental Cord. Oriental
50 0 50 100 200 km
Esc. aprox. 1: 7 000 000
74°
REPUBLICA DE COLOMBIA

Mapa Nº 2. Distribución geográfica de *G. delicata* en Colombia.

[P (octubre a marzo) = 1 para n = 11], lo que corresponde a una migratoria del norte, en tanto que la forma cisandina o angosta, se le ha capturado de octubre hasta mayo. Esta distribución contiene un problema de muestreo, ya que corresponde más que a una migración, a la distribución tradicional del esfuerzo de caza coincidente con las costumbres de cacería de la estación seca del inicio del año o verano. Esta distribución es coherente con la observada para las fechas de captura registradas en los ejemplares del museo de los patos que anidan en la Cordillera Oriental, contenidos en la colección del ICN.

La distribución temporal de la forma ancha o trasandina concuerda con las observaciones de TODD y CARRIKER (1922) NICÉFORO y OLIVARES (1965), y las capturas reportadas por CHAPMANN (1917), BORRERO (1952) y MILLER (1947). Las observaciones y capturas realizadas fuera de tiempo bien pueden pertenecer a la forma angosta o cisandina, como son las BLAKE (1962), OLIVARES (1959, 1960 y 1973). La distribución temporal coincide con la información sobre Panamá de WETMORE (1965), Dominicana y Haití WETMORE (1931), Venezuela de PHELPS (1944), FRIEDMAN y SMITH (1950 y 1955) y SHAFER y PHELPS (1954). Para la forma de rectriz ancha considerada como *delicata* de 16 fuentes revisadas para la América Tropical cuatro indican la presencia por fuera del período solar de octubre a marzo. La excepción geográfica para la forma de rectriz externa angosta corresponde por su morfología al grupo *paraguaiae* y se trata de un ejemplar capturado en el altiplano. Esto puede deberse a un ejemplar errático, pero el hecho requiere de confirmación.

En el logograma Nº 5 se observa una gran diferencia entre las formas de rectriz ancha que podemos considerar como la forma *G. g. delicata* y las de rectriz angosta que podemos considerar como *G. g. paraguaiae*.

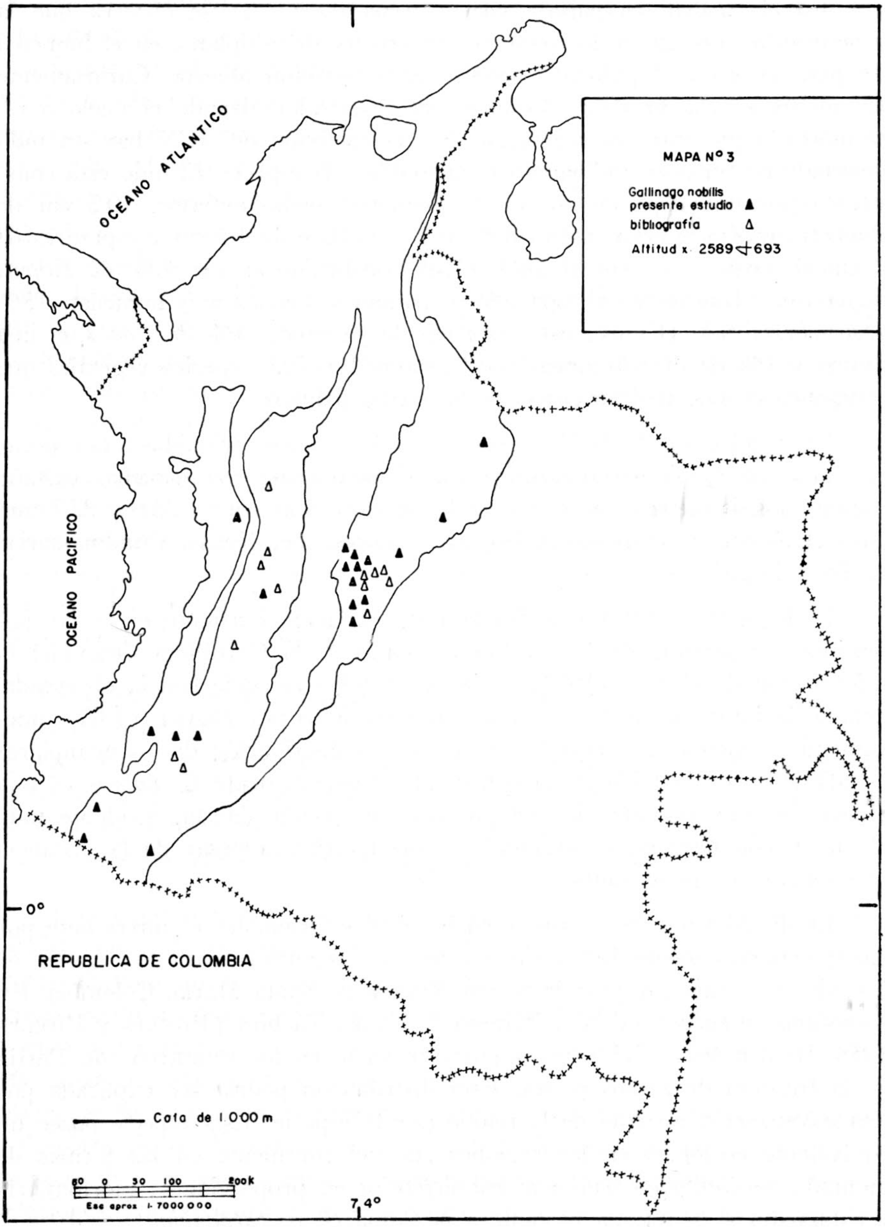
La forma *delicata* posee cola y ala mayores, tarso y culmen menores. La información de WETMORE (1965) para los ejemplares de Panamá y BLAKE (1977) poseen alas algo menores con tarso y culmen también menores que los ejemplares del presente estudio, pero conservando básicamente las mismas proporciones. Las medidas dadas por BLAKE (1977). Para *G. g. paraguaiae* son menores que las del presente estudio, e incluso tarsos menores que para *G. g. delicata,* lo cual no es coherente con lo observado. Al comparar las principales medidas obtenidas de la literatura representada en logogramas contra los resultados del presente trabajo se encontró que los datos de SNETHLAGE (1914) de *"brasiliensis"*, SHARP (1896) de *"frenata"* y BLAKE (1977) *paraguaiae* forman el mismo tipo de curva aunque los valores difieren considerablemente. La razón para la diferencia puede ser de las técnicas de medición o variabilidad poblacional. Es posible que la técnica de medición de tarso diagonal dé una diferencia significativa sobre las otras mediciones, como se observa en el presente estudio en que las medidas son sistemáticamente más altas (aproximadamente hasta de una desviación estándar) pero no implica una desviación superior a cuatro desviaciones estándar encontradas para los tarsos de *paraguaiae* reportadas por BLAKE (1977).

La forma de SHARP (1896) llamada *"paraguaiae"* posee tarsos mucho mayores posiblemente debido a corresponder a la forma actualmente llamada *maguellanica* de tarsos largos. Las curvas de SHARP (1896) y WETMORE (1965) y BLAKE (1977) para *delicata* son coincidentes con las del presente estudio para la forma migratoria de rectriz ancha. Las medidas dadas por DE VICENZI (1927) para *paraguaiae* en Uruguay poseen el tarso muy pequeño. En términos generales en la bibliografía, la forma más próxima a la forma de rectriz angosta es la forma *"frenata"* de SHARP (1896), en tanto que la forma de rectriz ancha se aproxima a la forma *delicata* de WETMORE (1965).

Al estudiar la distribución morfológica para la asociación, se realizó un dendrograma para las formas del grupo *delicata-paraguaiae* (Figura Nº 4): incluyendo los ejemplares del Canadá, Paraguay y Chile. Este último le la forma *maguellanica* se aproxima más a la forma *paraguaiae* que a la *lelicata*. En el dendrograma resultante se forman dos núcleos, el núcleo delicata reuniendo los grupos artificiales de 7, 8 y 9 mm de ancho de la rectriz externa en el ejemplar del Canadá (Joven de primer año) y el núcleo *paraguaiae-maguellanica* compuesto por grupos artificiales de 4, 5 y 6 mm de ancho de la rectriz externa con los dos ejemplares del Paraguay y el *maguellanica* de Chile. El análisis gráfico de la Figura Nº 5 es aún más concluyente sobre la diferencia de las dos formas. En esta, las formas se segregan tanto en el ala como en el culmen.

Gallinago nobilis Sclater 1856.

La especie *G. nobilis* se encuentra en la Cordillera Oriental desde los 2.000 metros sobre el nivel del mar del registro de Choachí (Cundinamarca aunque bien puede ser de los páramos del rededor) hasta las Lagunas del Chisacal, Cundinamarca a 3.750 msnm. En la Cordillera Oriental esta distribución abarca los climas fríos y los páramos, con un rango entre los 1.850 y los 3.950 m con una media a 2.900 msnm. (Figura 1). La distribución abarca claramente el altiplano Cundi-boyacense. Los registros de la Cordillera Central disminuyen la cota inferior de la especie hasta los 1.555 m por un ejemplar de El Tambo Cauca (colección ICN). Esta distribución concuerda con humedales y pastizales abiertos resultado de la destrucción del bosque de Robles de la zona Caucana. Al igual que en el caso de *G. stricklandii* es posible que altitudinalmente la especie se extienda hasta 4.200 m ocupando toda la franja del páramo propiamente dicho, ver mapa Nº 3.


OCEANO ATLANTICO
MAPA N° 3
Gallinago nobilis
presente estudio ▲
bibliografía △
Altitud x 2589 ± 693
OCEANO PACIFICO
0°
REPUBLICA DE COLOMBIA
Cota de 1.000 m
60 0 30 100 200k
Esc aprox 1: 7000 000
74°

Mapa N° 3. Distribución geográfica de *G. nobilis* en Colombia.

En el cuadro del paisaje vegetal (cuadro Nº 2) se observa que la especie está presente en los pantanos relictuales del altiplano, en el humedal de páramo y en el pajonal; siempre en vegetación abierta. Curiosamente *G. nobilis* guarda prudente distancia del observador alzando el vuelo o retirándose a pie entre la vegetación. En la colección del ICN hay un nido colectado en Suba (Cundinamarca) atribuido a la especie. El nido está constituido por una copa de 16 cm de diámetro medio exterior, 10.5 cm de diámetro medio interior, altura del borde a la base de 4.5 cm y espesores de 3 cm al borde y 1.5 cm al fondo. Está constituido en un 80% de *Juncus bogotensis* (Juncaceae) el espartillo de pantanos y zonas muy húmedas, 15% *Heleocharis spp.* (Cyperaceae) también de pantanos, 4% de *Poa spp.* una grama y 1% de dicotiledóneas no determinadas. Las especies vegetales que componen el nido indican el uso de un medio palustre.

En la colección del ICN se encuentran dos huevos atribuidos a la especie, con una coloración pardo-aceituna con el polo romo con manchas castaño oscuras, los diámetros son 46.5 y 45.4 mm para el mayor; y 33.0 y 32.7 mm para el menor. Fueron colectados en la represa del Neusa, Cundinamarca, en julio de 1958.

El logograma Nº 4 muestra la poca variación existente entre las poblaciones alopátricas de la Cordillera Central y la Cordillera Oriental; la información de BLAKE (1977) y SHARP (1896) coincide con la observada, aunque la información de los tarsos suministrados por BLAKE (1977) nuevamente es menor. El mapa Nº 3 muestra la distribución de los ejemplares estudiados y de la bibliografía consultada. Evidentemente *G. nobilis* es una especie de alta montaña de biotopos con vegetación abierta, residente todo el año y con muy poca variabilidad morfométrica, a pesar de la distancia que separa sus poblaciones.

La distribución de la especie en los Andes Orientales es interesante por cuanto aparentemente la especie no ha sido reportada para los Andes de Mérida, Venezuela, ni para la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. En Venezuela se encuentra en el Páramo de Tamá, Táchira (PHELPS y PHELPS 1958, BLAKE 1977). Hay un importante vacío en los muestreos de Perijá en la frontera de ambos países. Esta distribución podría ser explicada por una colonización reciente de la región por la especie. Esta especie posee un equivalente ecológico en las regiones sur del continente en las formas de montaña de *Gallinago gallinago maguellanica* en proporciones; morfometría y coloración se aproxima bastante a la forma *G. g. paraguaiae.*

DISCUSION

Al comparar en el logograma (Nº 1) todas las formas presentes en la Cordillera Oriental de Colombia, se observan tres tipos de curvas, a: la de *Gallinago undulata*. b: las de *Gallinago imperialis* y *Gallinago stricklandii;* y finalmente c: las de *Gallinago nobilis, Gallinago g. paraguaiae* y *Gallinago g. delicata.* En el dendrograma de distancia morfométrica simple (Figura Nº 3) se observan cuatro subgrupos conteniendo primero *G. undulata,* el segundo *G. stricklandii,* el tercero *G. nobilis* y el cuarto *G. g. delicata* y *G. g. paraguaiae.* Al compararlos en el dendrograma filético se obtienen tres grupos: el primero *G. undulata,* el segundo *G. stricklandii* y finalmente en un solo grupo *G. g. delicata, G. g. paraguaiae* y *G. nobilis.* La forma *Gallinago undulata* corresponde a un grupo natural en los tres ordenamientos y en las observaciones de coloración. El grupo de *stricklandii* e *imperialis* parece ser un grupo natural (no se contó con material de *imperialis* para los dendrogramas). Finalmente el grupo *nobilis, paraguaiae, delicata* conteniendo posiblemente las formas más recientes, forman grupos relativamente uniformes en proporciones y coloración.

Estas formas se segregan de manera altitudinal temporal, ecológica y geográficamente. En alta montaña hay simpatría entre *G. nobilis, G. stricklandii* y *G. imperialis.* En las zonas bajas hay simpatría entre *G. d. paraguaiae* y *G. undulata.* (Ver cuadro Nº 5). Entre octubre y marzo, con el arribo de *G. d. delicata* se presenta una sobreposición temporal, tanto en alta montaña, como en las zonas bajas.

La organización del subgrupo *delicata, paraguaiae, maguellanica* con *nobilis* en dendrograma filético puede indicar una mayor afinidad *nobilis —paraguaiae— maguellanica* lo que da base para una consideración de origen austral del grupo y una separación entre *delicata* y *paraguaiae.* Al revisar las distancias morfométricas simples, *nobilis* se une primero al grupo *stricklandii* lo que puede tenerse como un factor de escala o tamaño.

En el logograma Nº 1 las pendientes cola-ala forman dos conjuntos uno *undulata-imperialis-stricklandii* y el otro *delicata-paraguaiae-nobilis;* las pendientes ala-tarso forman tres conjuntos uno *undulata nobilis-paraguaiae,* el segundo contiene solo a *delicata* y el tercero *stricklandii-imperialis.* El culmen presenta una variación peculiar y no permite la relación de grupos generales. Esta separación en los subgrupos y la simpatría de *G. g. delicata* y *G. g. paraguaiae* en la Cordillera Oriental, parece relacionarse más con un caso de desplazamiento de caracteres en especies altamente relacionadas que a una zona de intercambio de información genética o hibridización entre las poblaciones. En la figura 5, más que una integradación entre los polígonos aparece una segregación en el ala y el culmen. Al desarrollar los coeficientes de diferenciación (Mayr 1953) se obtiene una segregación de 90% en cúlmenes, 89% en alas, 85% en el ancho del pico en las narinas, 81% en el alto del pico en las narinas, 78% en tarso, 77% en colas. Al comparar *paraguaiae* y *maguellanica* se obtienen valores cercanos al 80% en alas y 75% en cola y dedo medio, los cuales son coherentes para subespecies. Cuando se comparan el ejemplar de *maguellanica* de la colección del ICN y el grupo de *delicata* se obtienen valores superiores al 95% en cola, dedo medio, ancho de las narinas, y culmen superiores al 90% en el alto de las narinas y el hallux; y superiores al 75% en tarsos. Tan solo la longitud del ala es igual, pero las proporciones difieren. En la figura es interesante observar la ubicación de los ejemplares *paraguaiae* provenientes del Paraguay, reforzando la idea de un desplazamiento de caracteres, tal como han sido postulados por BROWN y WILSON (1956).

En el Cuadro Nº 2 se presenta la información de la segregación de los biótopos preferenciales y las principales costumbres de las formas observadas. Es importante anotar que *stricklandii* e *imperialis* difieren notablemente de las otras formas en el biótopo y las costumbres. Es muy posible que se presente una segregación de biótopo preferencial entre *imperialis* y *stricklandii*. En la redescripción del ejemplar del Perú se presenta una descripción del hábitat de la especie, siendo a grosso modo la transición de las vegetaciones abiertas del páramo al bosque Altoandino (THERBORGH and WESLAE 1972) con profusión de subfrútices, helechos y una densa cobertura de *Sphagnum*. Esto coincide parcialmente con la observación única del ejemplar presentado en la tabla como *imperialis*. Las costumbres crepusculares y nocturnas de *stricklandii* e *imperialis* [VUILLEUMIER (1969), THERBORGH y WESLAE (1972) y del presente estudio] y las de *undulata* (TEXEIRA *et al.*, 1983) difieren de las costumbres más diurnas de *delicata, paraguaiae* y *nobilis* encontradas en el presente estudio, lo que corrobora los subgrupos establecidos. Esta diferencia se reduce durante los dias lluviosos, ya que según los cazadores *stricklandii* se mantiene activo hasta bien entrado el día cuando en las mañanas lluviosas de la entrada de lluvia hay agua escurriendo sobre el suelo.

La ausencia de formas forestales en la subfamilia Scolopacinae en la región Neotropical hace pensar en la posible tendencia forestal de *G. u. undulata;* sin embargo, el trabajo de D. M. TEXEIRA, M. MÉNDEZ P., y J. NACIONOVIC (1983) sobre *G. u. gigantea* indica que esta forma del sur de Brasil ocupa biótopos variados pero con tendencia paludícola. Todo ello hace que el conocimiento de la biología de *G. u. undulata* sea de gran valor, ya que es posible que *undulata* pueda tener relación más directa con el grupo *stricklandii-imperialis* que otras especies de la subfamilia. Esto tiene importancia en la evolución del grupo, ya que hace posible pensar en una segregación altitudinal y transicional de formas forestales en el origen de *stricklandii* o *imperialis*.

Al comparar los cúlmenes de las formas simpátricas de alta montaña de la Cordillera Oriental y las de la Cordillera Central se hace evidente una posible explicación al tamaño pequeño del culmen de *G. stricklandii* reciente en la Cordillera Oriental y la presencia de un caso de exclusión competitiva.

En esta figura 8 se observa la comparación de los cúlmenes para el género *Gallinago*. En este hay una segregación del culmen entre *G. stricklandii* y *G. nobilis* y una superposición del culmen entre *G. imperialis* y *G. nobilis* en la Cordillera Oriental. En la Cordillera Central se encuentra que *G. nobilis* coincidiría con *G. imperialis* (ausente o al menos no reportado para esta cordillera), y que también caso coincide con *G. stricklandii*. Esto implica que el uso del recurso puede ser el mismo por *nobilis* y *stricklandii* en la Cordillera Oriental y con el tiempo las especies han terminado por excluirse morfológicamente; o bien, que el uso de los recursos en la Cordillera Central se hace en biótopos más diferentes y no hay competencia; o finalmente que una de las dos formas ha llegado recientemente. Revisando la información altitudinal encontramos un marco más restringido para *stricklandii* (3.000-4.200) que para *nobilis* (1.500-4.200); pero la información del habitat no es suficiente para concluir. Para el análisis de la segregación se hace importante considerar la posible secuencia de ocupación de la alta montaña por las distintas formas del género *Gallinago*.

En la distribución de *stricklandii* sobre la Cordillera Oriental y Central, se le encuentra en la Sierra Nevada de Santa Marta, donde no está presente *nobilis*. Teniendo en cuenta la distribución altitudinal de las dos formas y sus biótopos, esta particularidad sólo se explica mediante una colonización temprana de la Sierra por *stricklandii* y la aparición más reciente de *nobilis* en una época posterior durante la cual no haya existido posibilidad de cruzar los valles del río Cesar y el río Torbes (Táchira, Venezuela). Al revisar la secuencia paleoclimática de Hooghiemstra (1984) y el enriquecimiento de la flora del páramo, a partir de las especies altoandinas, puede plantearse un arribo de formas australes o una segregación temprana desde el medio altoandino hacia los páramos de la forma ancestral de *stricklandii* y una colonización tardía del grupo *paraguaiae-nobilis* posiblemente desde el sur o también mediante una segregación altitudinal reciente.

En la secuencia paleoclimática, el arribo o la segregación altoandina del antecesor de *nobilis* puede considerarse como posterior a 900.000 años AP ya que el estadial de Fúquene (Van der Hammen 1973) del último glacial indica un descenso de la temperatura de cerca de 9°C y posiblemente de la precipitación efectiva, suficientes para producir un descenso de más de 1.000 m en los cinturones del Bosque Altoandino y fragmentarlos en islas. Este tipo de episodio considerado útil para la dispersión de las formas del páramo no fue suficiente para la dispersión de *nobilis* hasta Mérida o la Sierra Nevada posiblemente por que en ese entonces estaba arribando a la Cordillera Oriental. Las siguientes secuencias frío-húmedas que permitirían el paso a través del Valle del río Cesar o una segregación altitudinal de las formas son anteriores al millón de años, (el paso de la depresión del río Torbes pudo presentar una condición similar). La forma ancestral de *stricklandii* debió hacer su aparición con anterioridad ya sea segregándose desde el bosque altoandino o migrando desde el sur del continente, lo que parece ser más posible debido a la existencia de la forma *G. s. stricklandii* de la zona austral.

Considerando a *nobilis* como una especie relativamente nueva en la Cordillera Oriental, se puede plantear una exclusión competitiva temprana entre *G. imperialis* y *G. stricklandii* que determina una segregación de la longitud del culmen y posiblemente un desplazamiento ecológico en los recursos utilizados, originando un *imperialis* de culmen largo y un *stricklandii* de culmen corto. La ausencia de *imperialis* implicaría el desarrollo y/o la conservación de cúlmenes relativamente largos, en *stricklandii* tal como aparece en gran parte del areal. Esto implicaría la presencia o desaparición relativamente reciente de *imperialis* en las zonas de *stricklandii* de pico corto; pero esta no es una condición obligatoria. Posteriormente con el arribo de la alta montaña de *nobilis* en la Cordillera, pudo verse reforzado el proceso de exclusión conduciendo a picos más pequeños en *stricklandii* en tanto que se presentaría una alta presión del conjunto *nobilis-stricklandii* sobre *imperialis* con el desplazamiento y/o desaparición de *imperialis*. En las otras zonas donde *stricklandii* posee pico largo, la presión entre esta y *nobilis* debe ser intensa, y estarse desarrollando un proceso de exclusión competitiva.

La explicación anterior parece ser la más conservadora o parsimoniosa con base en el número de eventos requeridos para llegar a ella, pero aún no contiene una explicación para la presencia de *imperialis* en la Cordillera de Vilcabamba, Perú y la Cordillera Oriental de Colombia, y lamentablemente son hipótesis generales aún no falsables. El planteamiento del biótopo preferencial de *nobilis, stricklandii* e *imperialis* requiere de un estudio de campo intensivo que permita establecer la validez del principio de exclusión en estas formas simpátricas. Para ello hay que tener en cuenta que el tipo de alimentación del género hace que un pico mayor cubra un espacio ecológico mayor (presas más grandes, más profundas, más difíciles de manipular etc.), haciendo que los juveniles compitan con otras especies de pico más corto. Esto debería implicar una segregación del espacio ecológico entre las especies simpátricas. El estudio anatómico y de los cúlmenes de los ejemplares de *stricklandii* del Perú podrán ayudar a precisar estas hipótesis ilimitadas.

ANEXO

Para el desarrollo del análisis de la información colectada se utilizaron en un contexto de análisis exploratorio dos técnicas cladísticas diferentes:

Manhattan sobre una matriz de datos estandarizados y distancia filética a partir de los conceptos y terminología de E. D. Hauson, desarrollados en el curso de Sistemática Animal dirigido por J. R. Tamsitt en el Instituto de Ciencias Naturales en 1984.

El dendrograma de la distancia Manhattan es un análisis exploratorio de las diferencias (en desviaciones estándar) para 8 características. Como base de comparación se procedió a partir en dos conjuntos artificiales a la población más numerosa, el *G. nobilis*. La distancia entre estas dos unidades artificiales prevé una base de comparación para los otros grupos.

El segundo tipo de dendrograma se desarrolló con un criterio de análisis exploratorio de las variaciones de proporciones y "tendencias" observables en el grupo. Por tendencias se consideran los "cambios lamarkianos" entre ancestro hipotético por un descendiente hipotético perfecto; ambos completamente arbitrarios.

El método de dendrograma de forma y tendencia se creó para extender en un espacio hipotético una serie de características que pueden ser ordenadas en continuos, pero sobre las cuales no es posible establecer caracteres utiles en el sentido cladístico como son: cambios en proporciones, formas coloración, etc. El dendrograma resultante no es filético y permite la asociación de las otus mediante características continuas. Los resultados son una exploración comparativa de la información y no poseen valor fenético o cladístico.

Este enfoque, permite disgregar en un contexto abstracto (y no en un contexto evolutivo) las tendencias de los cambios en los grupos permitiendo establecer una asociación entre las otus.

Se creó un espacio artificial entre dos condiciones hipotéticas de cada una de las características asignadas. En este espacio se ubicaron las otus, mediante comparación. Para cada carácter se organizaron las especies en una serie definiendo para cada carácter una secuencia entre "primitivo" y "avanzado", asociando en un solo conjunto los que no son claramente definibles. Mediante el algoritmo:

$$R = [(a^2 + p^2)/(a + p)] + 0.5$$

Donde $a =$ avanzado y $p =$ primitivo, se estimaron las relaciones entre los pares de otus. Se construyó una matriz de relaciones entre otus y se elaboró un dendrograma mediante ligamiento simple promedio. El dendrograma se representa colocando en el medio el otu con número de segmentos comunes.

La determinación de la polaridad de las especies en los continuos de los caracteres depende de la definición de las condiciones máximas y mínimas de los ancestros hipotéticos. Esta condición la hace subjetiva. El ancestro hipotético se desarrolla a partir de los caracteres comunes del grupo de estudio con los grupos más cercanos. El descendiente hipotético queda definido por el conjunto de características más avanzadas del ordenamiento de las otus.

BIBLIOGRAFIA

BLAKE, E. R. 1977. Manual of Neotropical Birds. Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies) Chicago, Ill: The University of Chicago Press. Chicago.

— 1962. Birds of the Sierra Macarena, Eastern Colombia. Fieldiana: Zoology, **32** (7): 419-474.

BORRERO, J. I. 1952. Apuntes sobre aves colombianas. Lozania (3): 1-12.

BROWN, W. L. and E. O. WILSON. 1956. Character Displacement. Systematic Zoology, **5**: 49-64.

CHAPMAN, F. M. 1917. The Distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **26**.

— 1926. The distribution of bird-life in Ecuador; a contribution to a study of the Origin of Andean bird-life. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **55**.

DE VICENZI, G. J. 1927. Aves del Uruguay, Museo de Historia Natural de Montevideo, Ser. Z., **2**: 259-261.

DE SCHAUENSSE, R. M. 1949. The birds of the Republic of Colombia (segunda entrega: Accipitridae-Picidae). Caldasia, **5** (23): 251-644.

DUGAND, A. 1951. Notas Ornitológicas colombianas, entrega V. Revista Acad. Colomb. Ci. Exac., **8** (30): 157-163.

FRIEDMAN, H., and F. D. SMITH. 1950. A contribution of the Ornithology of Northeastern Venezuela. Proc. U. S. Natl. Mus., **100**: 462.

— 1955. A contribution of the Ornithology of Northeastern Venezuela. Proc. U. S. Natl. Mus., **104** (3345): 490.

HERNÁNDEZ, J., G. LOZANO C., y J. E. HENAO S. 1980. El género *Trigonobalanus* (Tornan) en el Neotrópico - II. Caldasia, **13** (61): 9-43.

HOOGHIEMSTRA, H. 1948. Vegetational and climatic History of the High Plain of Bogotá: A Continuous Record of the last 3.5 Millon years. The Cuaternary of Colombia, **10**: 368.

JANSEN, D. E. 1967. Why Mountain Passes are Higer in the Tropocis. Amer. Naturalist, **101** (919): 233-249.

MAYR, E., E. G. LINSLEY and R. L. USINGER. 1953. Methods and Principles of Systematic Zoology. New York, N. Y.: McGraw Hill Book, Company Inc. 336 pp.

MILLER, A. H. 1947. The tropical Avifauna of the upper Magdalena Valley, Colombia. The Auk, **64**: 358.

MOORE, R. T. 1937. New race of *Chubbia jamesoni* from Colombia. Proc. Biol. Soc. Wash., **50**: 151-152.

NICÉFORO H. y A. OLIVARES 1965. Adiciones a la Avifauna Colombiana, II (Cracidae - Rynchopidae). Bol. Soc. Venez. Ci. Nat., **26** (109): 36-58.

OLIVARES, A. 1959. Aves Migratorias en Colombia. Revista Acad. Col. Ci. Exac. Vol. **10** (41): 1-72.

— 1969. Aves de Cundinamarca, Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Dirección de Divulgación Cultural.

— 1973. Aves de la Orinoquia Colombiana, Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

PETERS, J. L. 1934. Check-List of Bird of the World, Vol. II. Cambridge: Harvard University Press.

PHELPS, W. H. 1944. Las Aves de Perijá. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. (56): 286.

PHELPS, W. H. y PHELPS, W. H. 1958. Lista de las Aves de Venezuela con su distribución, tomo II, parte I, No Paseriformes. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat., **19** (90): 317.

SHAFER, E., y W. PHELPS. 1954. Aves de Rancho Grande. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat., **16** (83): 47.

SHARPE, R. B. 1896. Catalogue of the Limicolae in the Collection of the British Museum. London: Printed by Taylor and Francis.

SNETHLAGE, E. 1914. Catálogo das Aves Amazónicas. Bol. Mus. Paraense Hist. Nat.

STURM, H. y O. RANGEL. 1985. Ecología de los Páramos Andinos: una visión preliminar integrada. Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Biblioteca José Jerónimo Triana, (9). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

TEXEIRA, D. M., M. E. MÉNDEZ P., y J. B. NACINOVIC. 1983. Notas sobre a Biología do Narcejao *Gallinago undulata gigantea* (temminck 1826). Sociedad Sul-Rio Grandense de Ornitología, Porto Alegre. (4): 7-9.

THERBORGH, J. and J. WESLAE. 1972. Rediscovery of the Imperial snipe in Perú. The Auk, **89** (3): 497-505.

TODD, W. E. C., and M. A. CARRIKER. 1922. The Birds of the Santa Marta Region of Colombia: A study in altitudinal distribution. Ann. Carnegie Mus., **14**.

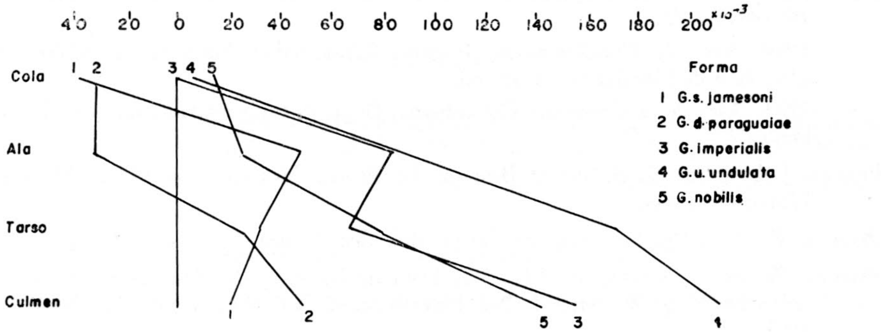
VAN DER HAMMEN, T., J. H. WERMER and H. VAN DOMWELON. 1973. Palinological Record of the upheaval of the Northern Andes; a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the Early Evolution of its high-Andean Biota. The Quaternary of Colombia, **2**.

VUILLEUMIER, F. 1969. Field Notes on some Birds from the Bolivian Andes. Ibis (111): 599-608.

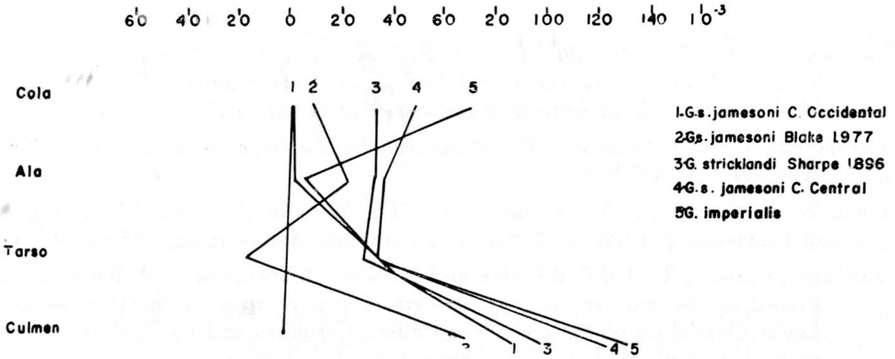
WETMORE, A. 1931. The Birds of Haití and the Dominican Republic. Bull. U. S. Natl. Mus. (155).

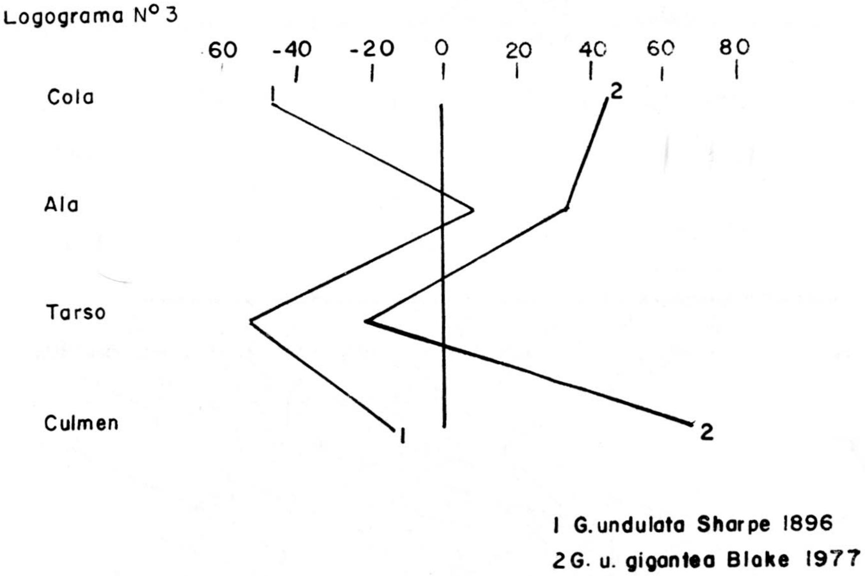
— 1965. The Birds of the Republic of Panama, Part. 1 Tinamidae (tinamous) to Rhynchopidae (Skimer). Smithsonian Misc. Collect., **150**.

Logograma N° 1 para el género Gallinago de la Cordillera Oriental y rededor basado en Gallinago d. delicata



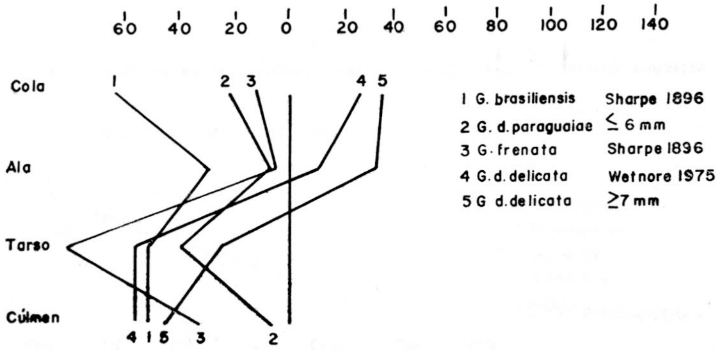
Logograma N° 2 para Gallinago stricklandi jamesoni y G. imperialis basado en el material de la Cordillera Oriental y la bibliografía



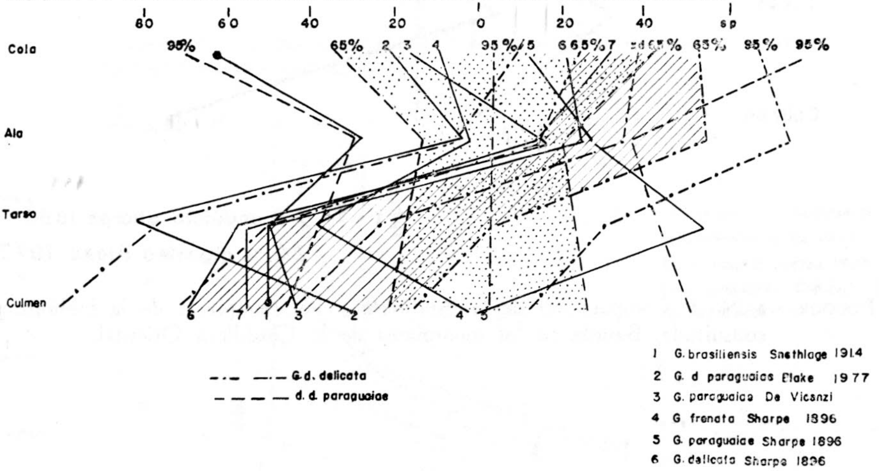


LOGOGRAMA Nº 3. Comparación de *G. undulata* y los ejemplares de la bibliografía consultada. Basada en los ejemplares de la Cordillera Oriental.

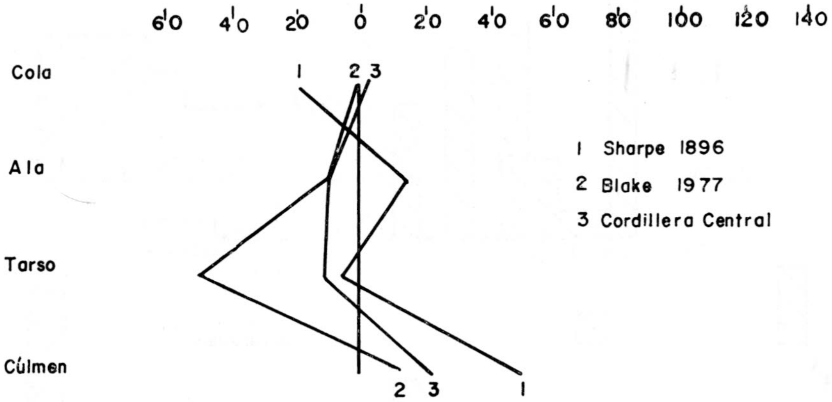
Logograma N° 4 para Gallinago d. delicata y G. d. paraguaiae basado en el material Cisandino G. d. paraguaiae



Logograma N° 5 Comparación de la información bibliográfica y el material revisado de las formas de G. delicata



Logograma N° 6 para Gallinago nobilis basado en el material de la Cordillera Oriental



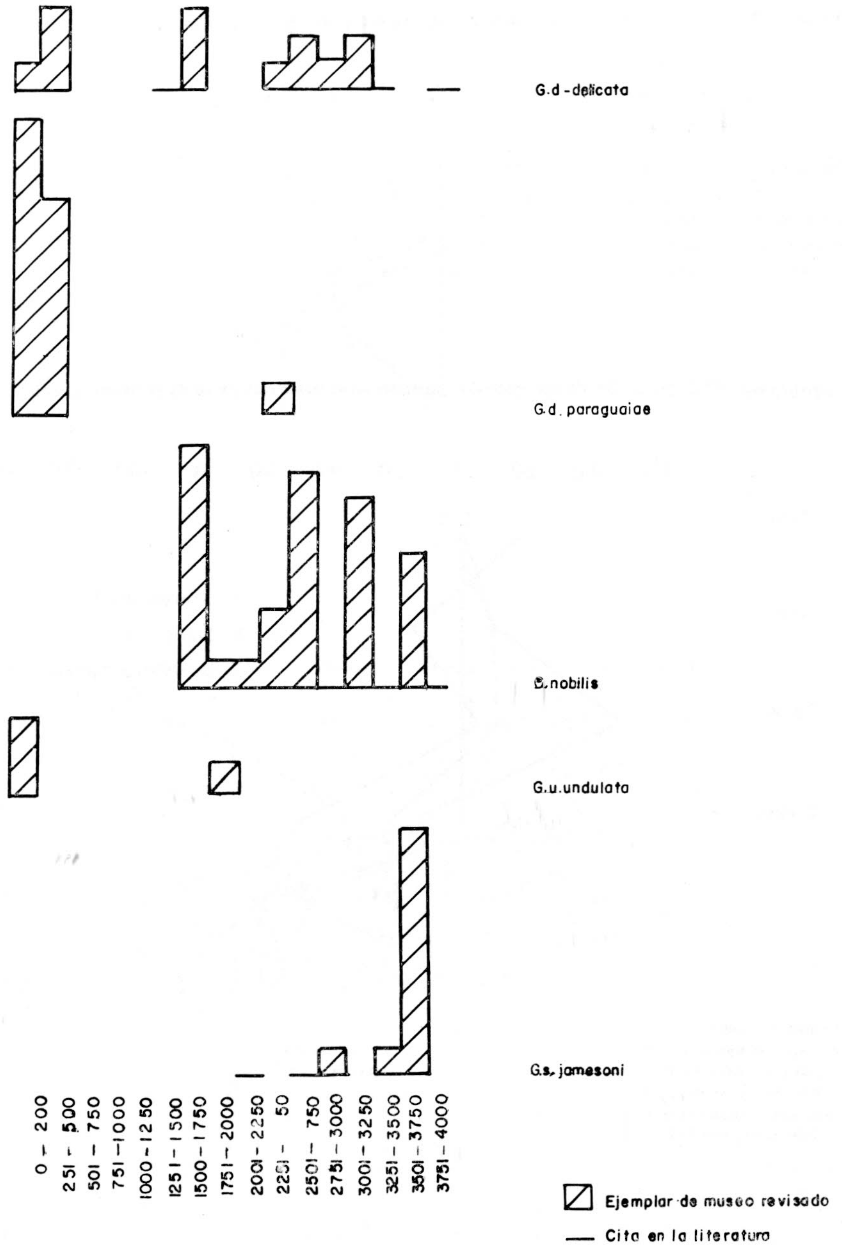


FIGURA 1. Histogramas de la distribución altitudinal de las capturas y observaciones de las formas estudiadas del género *Gallinago* en Colombia.

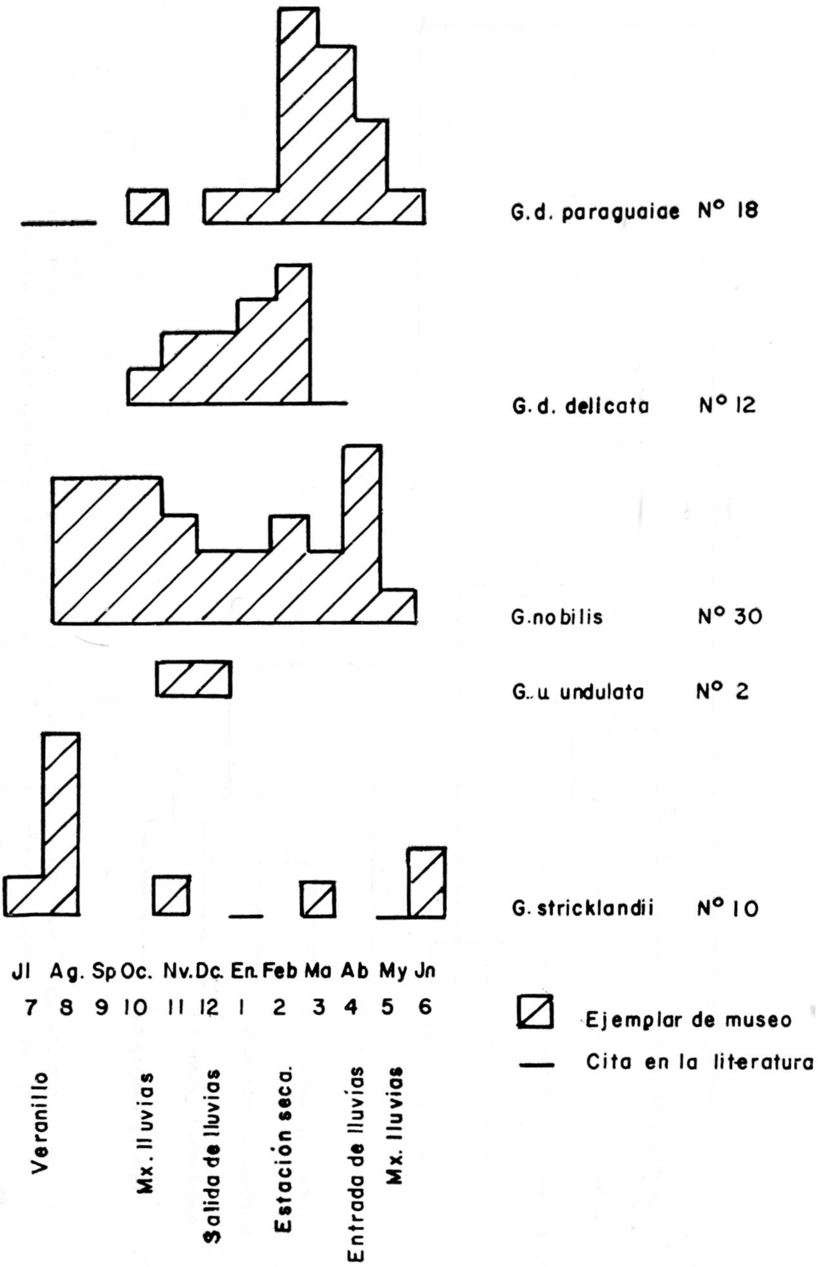


FIGURA 2. Histograma de la distribución temporal de las observaciones y capturas de las formas del género *Gallinago* en Colombia.

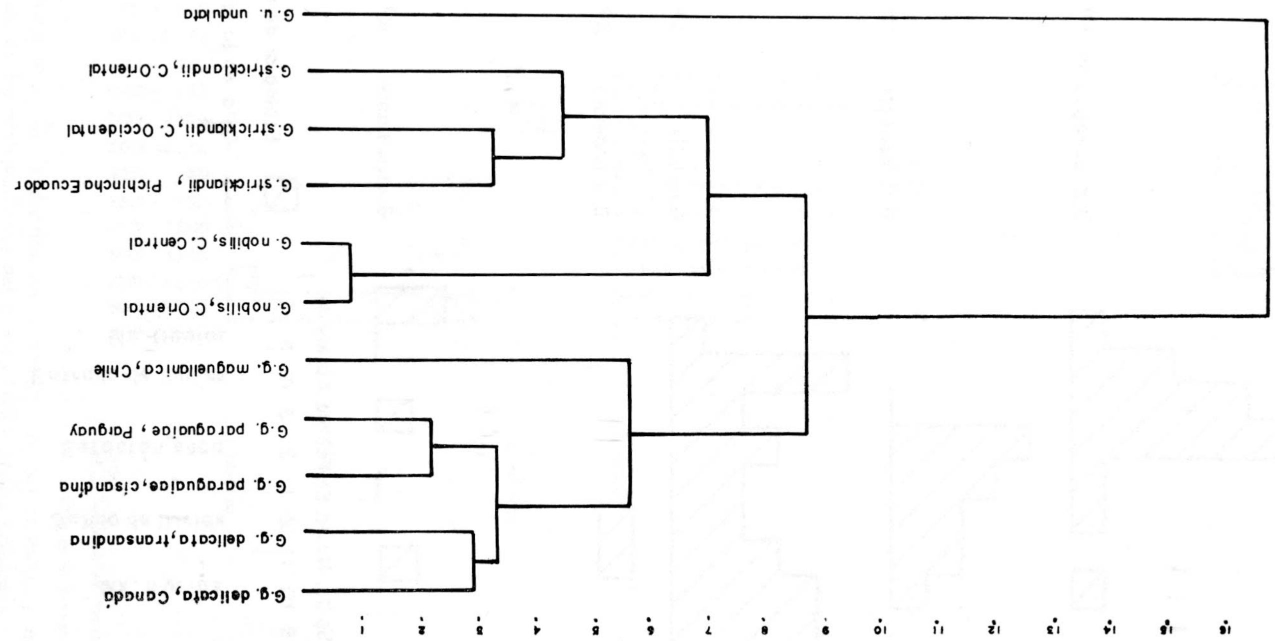

G.u. undulata
G.strictklandii, C.Oriental
G.stricklandii, C. Occidental
G.stricklandii, Pichincha Ecuador
G. nobilis, C. Central
G. nobilis, C.Oriental
G.g. maguellanica, Chile
G.g. paraguaie, Parguay
G.g. paraguaiae, cisandína
G.g. delicata, transandina
G.g. delicata, Canadá
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

FIGURA 3. Dendrograma de la distancia morfométrica simple entre las formas del género *Gallinago*, presentes en Colombia y los ejemplares de comparación provenientes de Canadá, Chile, Paraguay y Ecuador.

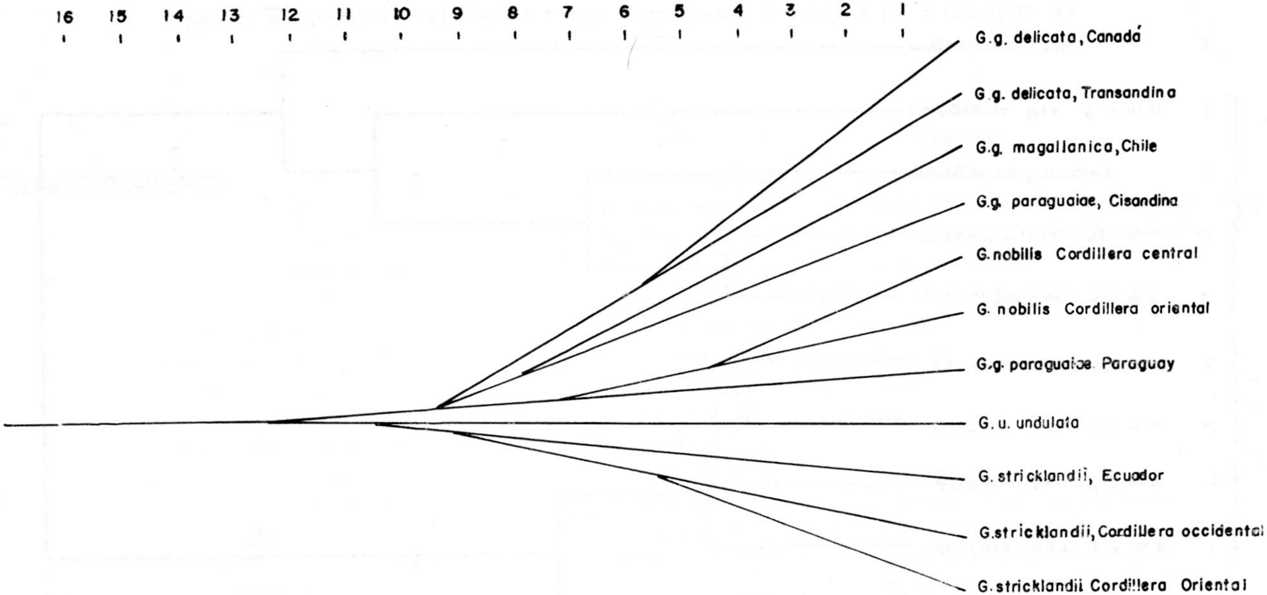

16
15
14
13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
G.g. delicata, Canadá
G.g. delicata, Transandina
G.g. magallanica, Chile
G.g. paraguaiae, Cisandina
G. nobilis Cordillera central
G. nobilis Cordillera oriental
G.g. paraguaiae Paraguay
G. u. undulata
G. stricklandii, Ecuador
G. stricklandii, Cordillera occidental
G. stricklandii Cordillera Oriental

FIGURA 4. Distancia filética entre las formas del género *Gallinago* presentes en Colombia y los ejemplares de comparación provenientes de Canadá, Chile, Paraguay y Ecuador. Ordenada con base en el menor número de segmentos comunes. La metodología se explica en el anexo.

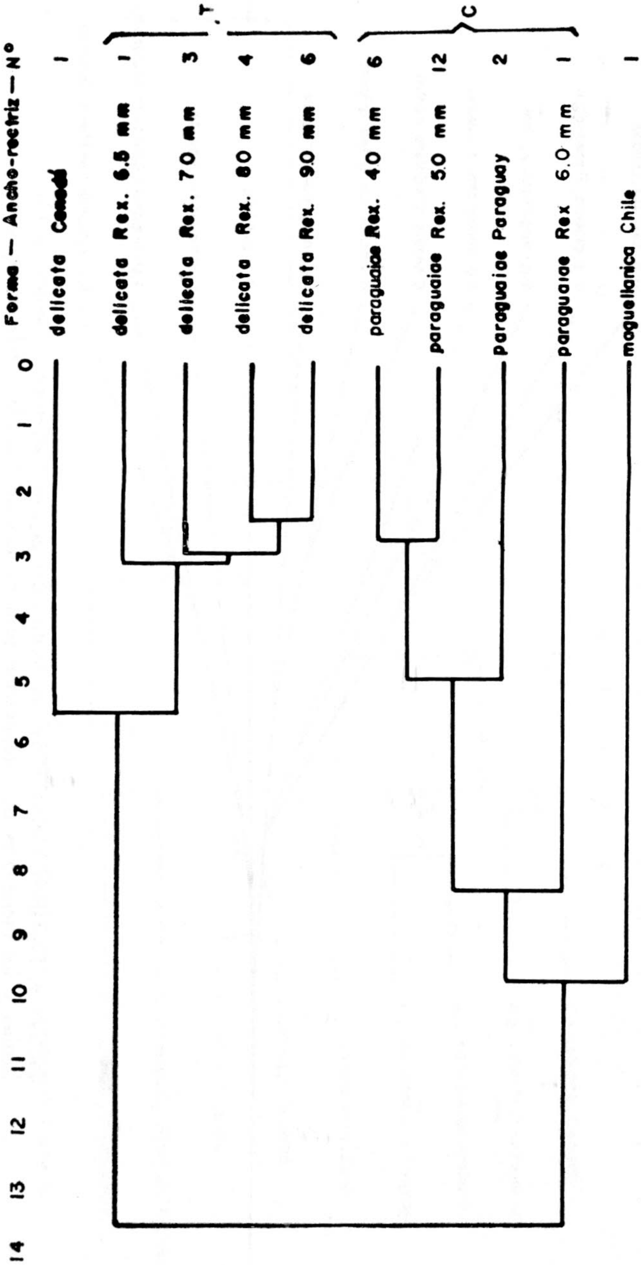
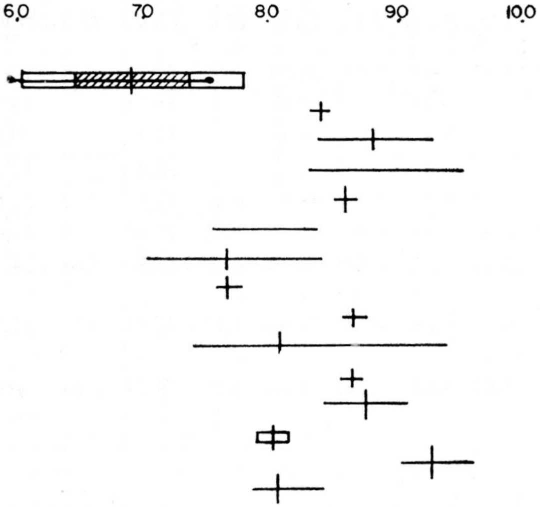

Forma — Ancho-rectriz — N°
delicata Canadá 1
delicata Rex. 6.5 mm 1
delicata Rex. 7.0 mm 3
delicata Rex. 8.0 mm 4
delicata Rex. 9.0 mm 6
paraguaiae Rex. 4.0 mm 6
paraguaiae Rex. 5.0 mm 12
paraguaiae Paraguay 2
paraguaiae Rex 6.0 mm 1
magellanica Chile 1
T.
C
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

FIGURA 6. Distancia morfométrica simple de las formas trasandina (t) y cisandina (c) de *Gallinago delicata*, separadas con respecto al ancho de la rectriz externa



N	Fuente	Localidad
9	Presente estudio	Cordillera Oriental
1	Presente estudio	Cordillera Occidental Farallones de Cali
8	Chapman 1.926	Sta Isabel Quindío Cordillera Central
5	De Schauensee 1948	Cordillera Central
1	Toad y Carrinquer 1922	Taquina (M, S.N. de Sta Marta)
12	De Schauensee 1948	Ecuador
8	Chapman 1.926	Ecuador
2	De Schauensee 1948	Perú
	Sharpe 1896	
18	Blake 1977	
1	Presente estudio	Pichincha Ecuador
2	Presente estudio	Cordillera Central-paso del Quindío
	Johnson 1965 x y EE	para Chile (G.s. stricklandii)
3	Moore 1937	Cordillera Central Sta Isabel
		Ecuador

FIGURA 7. Comparación del culmen expuesto de *Gallinago stricklandii* entre los ejemplares examinados y los de la bibliografía consultada.

CUADRO 1

Material estudiado y sus formas.

Forma	*Lugar*	*n:*	*Ala*	*D.E.*	*Cola*	*D.E.*	*Culmen*	*D.E.*	*Alna*	*D.E.*	*Anna*	*D.E.*	*Tarso*	*D.E.*	*Dedo*	*D.E.*	*Hallux*	*D.E.*
G.s. jamesoni	Oriental	9	148.11	2.67	51.88	3.44	69.08	4.27	10.57	1.17	7.37	0.92	35.54	1.85	39.52	2.15	12.49	0.58
G.s. jamesoni	Central	2	143.5		58.5		88.05		9.0		5.95		37.8		35.75		13.20	
G.s. jamesoni	Occidental	1	149.0		52.0		84.0		11.9		7.3		38.5		43.3		9.9	
G.s. jamesoni	Ecuador	1	157.0		52.0		86.5		11.7		8.0		40.7		38.0		11.8	
G.u. undulata		4	162.3	6.50	56.0	4.57	104.7	5.09	12.9	1.00	8.2	0.95	48.9	0.46	59.3	2.71	22.6	0.64
G. nobilis	Oriental	19	143.37	4.07	58.16	3.22	89.01	7.42	8.82	0.60	6.27	0.80	39.75	1.81	45.68	3.13	14.46	0.93
G. nobilis	Central	12	140.50	3.99	58.50	4.50	93.60	4.90	9.11	1.11	6.12	0.77	38.78	0.97	45.30	1.81	14.41	1.02
G.d. delicata 7mm	(Trasandina)	14	131.71	4.27	56.50	1.22	65.02	3.03	6.77	0.35	4.24	0.37	32.61	1.52	37.01	1.51	11.55	0.61
G.d. paraguaiae 6mm	(Cisandina)	18	121.39	4.13	52.17	4.77	73.99	3.92	8.01	1.05	5.13	0.50	34.92	1.56	39.24	2.61	12.59	1.31

Anna : Ancho en el punto medio de las narinas.
Tarso : Tarso diagonal.
dedo : Dedo medio (III) excluida la escama basal de la uña y la uña.
D.E. : Desviación estándar.
Alna : Alto en el punto medio de las narinas.
Hallux : Dedo I incluida la uña.

Cuadro Nº 2

Cuadro 2a

Forma / Biotopo	Rango altitud	G. delicata	G. paraguaiae	G. nobilis	G. undulata	G. imperialis	G. stricklandii	Nº observaciones	Nº especies
Morichal Ecotono de: Mauritia - Paspalum	251 500				1			1	1
Sitio húmedo de Paspalum spp.	251 500		4					4	1
Pantano Rumex - Ranunculus	2501 2750	14		5				19	2
Pantano Juncus Limnobium	2501 2950			6				13	2
Pajonal de páramo Espeletia - Festuca Calamagrostis	3251 3500			1			4	5	2
Sitio húmedo de páramo con Sphagnum spp.	3251 3750			2			2	4	2
Bosque Alto Andino Ecotono de Espeletia - Swallenocloa	3251 3500					1		1	1
Total		23	4	14	1	1	6	49	6

Cuadro 2b

Fuga al vuelo		X	X	X	?				3
Fuga cursorial				X	X		X		3

Cuadro 2c

Diurno		X	X	X					3
Crepuscular				X	?	?	X		2
Nocturno						?	X		1

Cuadro 2d

Gregario		X	X						2
Solitario			X	X	X	X	X		5

CUADRO 3

Comparación de los cúlmenes de *G. stricklandii*, generados a partir de la bibliografía y el presente trabajo.

Región	n:	X
Sierra Nevada de Santa Marta	1	86.0
Cordillera Oriental	9	69.08
Cordillera Central	15	89.75
Cordillera Occidental	1	84.3
Ecuador	22	79.16
Perú	2	76.75

Se toma como base de comparación n-1 de la Cordillera Oriental: 4.27.

Coeficientes de Diferenciación

Oriental		75%	85%	95%	95%	95%
Perú	0.90			85%	85%	90%
Ecuador	1.18	0.28			75%	85%
Occidental	1.78	1.13	0.60			
Sierra Nevada de Santa Marta	1.98	1.08	0.80	0.20		
Central	2.42	1.52	1.24	0.64	0.44	
	Ori.	Per.	Ecua.	Occ.	S.N.	Cen.

CUADRO 4

Comparación de la morfometría de las formas de *G. stricklandii* existentes en las colecciones de Bogotá.

	Ala	*Cola*	*Culmen*	*Alma*	*Anna*	*tarso*	*Dedos*	*Hallux*	
X:	148.11	51.88	69.08	10.57	7.37	35.54	39.52	12.49	C. Oriental N: 9
D.E.:	2.67	3.44	4.27	1.17	0.92	1.85	2.15	0.58	
CV:	1.80	6.63	6.18	11.07	12.48	5.20	5.44	4.64	
	149.0	52.0	84.3	11.9	7.3	38.5	43.3	9.9	C. Occidental N: 1
	143.5	58.5	88.05	9.0	5.95	37.8	35.75	13.20	C. Central N: 2
	157.0	52.0	86.5	11.7	8.0	40.7	38.0	11.8	Pichincha Ecuador N: 1

Coeficientes de Diferenciación (D.E. de la Oriental)

	Ala	*Cola*	*Culmen*	*Alna*	*Anna*	*Tarso*	*Dedos*	*Hallux*
Oriental VS Central	0.86	0.02	2.22	0.67	0.77	0.61	0.88	0.61
Oriental VS Occidental	0.17	0.02	1.78	0.57	0.04	0.80	0.89	2.23
Oriental VS Pichincha	1.66	0.02	2.04	0.48	0.34	1.39	1.60	0.18
Central VS Occidental	1.03	0.94	0.44	1.24	0.73	0.19	1.75	2.84
Central VS Pichincha	0.53	0.94	0.18	1.15	1.11	0.78	2.42	0.43
Occidental VS Pichincha	1.50	0.00	0.26	0.09	0.38	0.59	0.72	2.41

Valores: 95%: 1.65, 90%: 1.28, 75%: 0.68.

	G. imperialis	G. stricklandii	G. nobilis	G. undulata	G.g paraguaiae
G. imperiàlis					
G. stricklandii	S.				
G. nobilis	S.	S.			
G.u. undulata	A.	A.	A.		
G.g. paraguaiae	A.	A.	A.	S	
G. g. delicata	S.E	S.E.	S.E	S.E.	S.P

CUADRO 5

Relaciones de simpatría entre las formas del género *Galligano estudiadas* en Colombia. S: simpátrica; SE: simpátrica estacional; SP: simpátrica-parapátrica; A: alopátrica.